BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 37 — N° 5, 1965 (1966), pp. 775-786.

ÉTUDE DU COMPLEXE BUCCAL DE NICOTHOE ASTACI *AUDOUIN ET MILNE-EDWARDS ET PREUVES DE LA POSITION SYSTÉMATIQUE DE CE COPEPODE PARMI LES CHONIOSTOMATIDAE*

Par Annie LEMERCIER

Le complexe buccal des Choniostomatidae constitue sans aucun doute, comme l'a remarqué Hansen dès 1897, la structure la plus caractéristique de cette famille de Copépodes parasites.

Dans une note récente (Lemercier, 1963), j'ai entrepris de développer une étude détaillée de ce complexe buccal chez deux Choniostomatidae indiscutés : *Choniospharea maenadis* (Bloch et Gallien) (déjà étudié de façon exemplaire par Fischer, 1956) et *Sphaeronella* sp., ainsi que chez *Nicothoe astaci* Audouin et Milne-Edwards, parasite remarquable des branchies de *Homarus vulgaris* Milne-Edwards, afin de soumettre à une analyse d'anatomie comparée précise l'hypothèse de Gurney (1929) selon laquelle *Nicothoe* trouve place au sein des Choniostomatidae. En effet, cette hypothèse, approuvée par Bloch et Gallien (1936) et généralement admise depuis (Mason, 1959), n'avait jamais fait l'objet d'un examen rigoureux. Je reprendrai ci-dessous les arguments morphologiques qui parlent péremptoirement en sa faveur, en y ajoutant les résultats convergents d'une comparaison embryologique de *Nicothoe* et de *Sphaeronella.*

Qu'il me soit permis ici d'exprimer ma très vive gratitude à M. le Professeur Bocquet qui a bien voulu me confier ce travail.

A. — Historique.

Les premières descriptions de *Nicothoe astaci* que nous devons à Audouin et Milne-Edwards (1826), à Rathke (1843), à Van Beneden (1848-1850), renferment peu de données relatives au complexe buccal, ce qui n'est guère étonnant en raison de la faible taille de ce complexe et des moyens d'investigations dont disposaient les chercheurs de l'époque, qui cependant avaient signalé son caractère suceur et parasitaire, ainsi que son importance systématique.

C'est dans le cadre d'ouvrages généraux axés sur la classification des Copépodes que l'on peut trouver les prémices d'une étude du complexe buccal de *Nicothoe astaci* (Claus, 1875 ; Canu, 1892). Les observations de ces deux auteurs se complètent, celles de Claus concernant la ventouse, celles de Canu se rapportant presque exclusivement au tube chitineux étrangement développé qui relie la bouche à l'estomac glandulaire. Leur interprétation du « disque-suçoir », rendue difficile par la cohésion des éléments constitutifs est différente : Claus y voit la participation des lèvres supérieure et inférieure, Canu pensant au contraire que la véritable lèvre inférieure est totalement étrangère à la formation du suçoir et que, ce que Claus interprète comme lèvre inférieure avec deux lobes réniformes, correspond en fait à des paragnathes.

La description suivante de Quidor (1906) comporte de nombreuses erreurs, malgré un assez bon dessin de la ventouse. Comme Canu l'avait tenté avant lui, Quidor tente d'expliquer le fonctionnement du tube chitineux interne et de la ventouse, mais l'intérêt de ses hypothèses est très diminué par les erreurs anatomiques qu'il a commises.

Dans sa révision des appendices de *Nicothoe astaci*, Leigh-Sharpe (1926) donne une figure de la région ventrale de ce copépode sur laquelle la ventouse est très mal représentée. Reprenant les conclusions de Claus, il considère cette « suctorial mouth » comme une modification des lèvres supérieure et inférieure, conclusion qu'adoptera Gurney (1929).

Gurney eut le premier le mérite de chercher à établir des relations entre *Nicothoe astaci* et les Choniostomatidae. Le genre *Nicothoe,* depuis sa découverte avait été placé successivement auprès des Poecilopes, et des Lophiropes (Audouin et Milne-Edwards, 1826), parmi les Lernaeidae (Rathke, 1843), les Hersiliidae (Canu, 1892), et enfin parmi les Ascomyzontidae (Leigh-Sharpe, 1926), dernière position qui sera encore longtemps admise malgré la note de Gurney (Oorde-de-Lint et Schuurmans Stekhoven, 1936).

La démonstration de Gurney repose sur un rapprochement entre les copépodites de *Nicothoe astaci* et de *Stenothocheres,* genre peu dégradé de Choniostomatidae ; le complexe buccal est évidemment l'un des éléments essentiels de cette comparaison ; mais il faut reconnaître que Gurney n'a guère cherché à en préciser la structure fine, et qu'il s'est contenté d'aligner ses observations relatives à *Nicothoe* sur celles de Hansen (1897) relatives à *Stenothocheres.*

La séduisante hypothèse de Gurney devait être confirmée par Bloch et Gallien (1936) dans leur étude de *Choniosphaera maenadis* (Bloch et Gallien) genre récemment découvert de Choniostomatidae encore moins dégradé que *Stenothocheres.*

B. — Étude morphologique et histologique du complexe buccal de **Nicothoe astaci.**

L'appareil buccal de *Nicothoe astaci* est soutenu par le cadre ventral, formé par des bourrelets chitineux qui supportent les différents appen-

dices céphaliques et thoraciques. Il est constitué d'une sorte de cône tronqué sur lequel s'appuient, dans sa partie distale et de chaque côté, les maxillules, et dont la partie proximale s'enfonce perpendiculairement dans la région interne céphalo-thoracique du copépode. Une ventouse que l'on voit osciller d'avant en arrière sur un parasite vivant détaché de son hôte, couronne ce cône ventral.

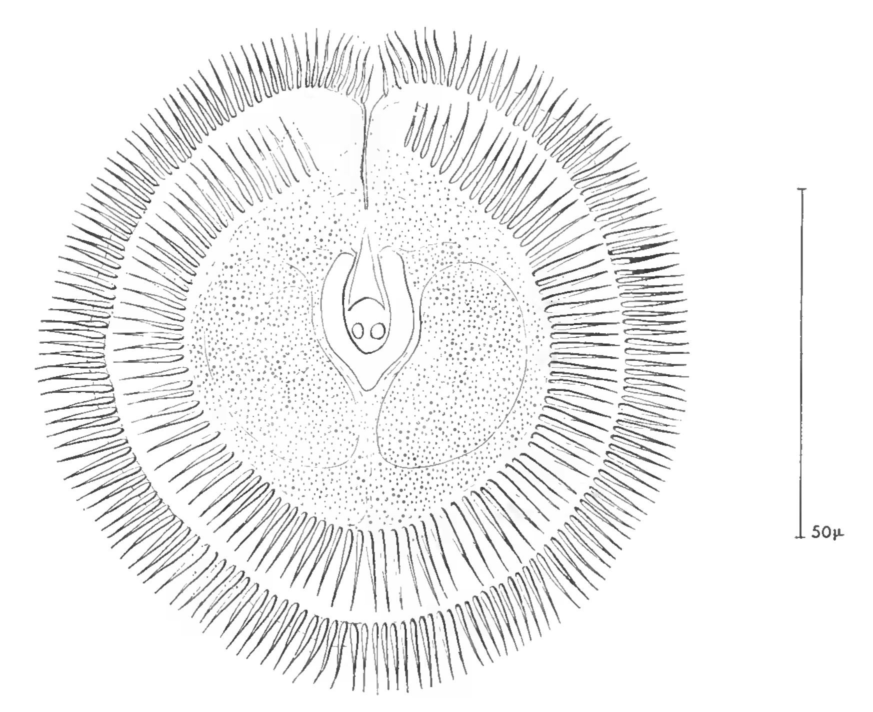


Fig. 1. — *Nicothoe astaci*, ventouse vue de face.

— *La ventouse* (fig. 1, 2 et 3).

Légèrement conique, échancrée à l'avant par une profonde entaille, la ventouse de *Nicothoe astaci* est garnie de deux rangées de soies (confondues en une seule par Leigh-Sharpe qui « la » compare à celle de *Lernaeopoda*). La rangée la plus externe s'insère très près du bord distal de la ventouse, c'est la « frange délicate » observée par Quidor et par Gurney. La rangée la plus interne, interrompue au niveau de la coupure antérieure, est proche du fond de la ventouse ; Quidor l'interprète comme « un rebord musculaire à fibres radiées », et Gurney comme des « radical thickenings », sortes de soutiens de la ventouse. Le fond de cette ventouse est hérissé, sur toute sa surface, de tubercules minuscules, les « minute prickles » de Gurney. En son centre, s'ouvre la bouche, enserrée par deux coussinets réniformes (c. ch.), disposés symétriquement, et eux-mêmes couverts de tubercules.

Une étude histologique permet de préciser cet aperçu morphologique. Bien que transparente, la paroi oblique de la ventouse est relativement épaisse, et semble constituer une dépendance du cadre chitineux ventral (c. v.). La membrane externe présente trois bourrelets concentriques (fig. 2 et 3). La membrane interne ou supérieure est plus mince que

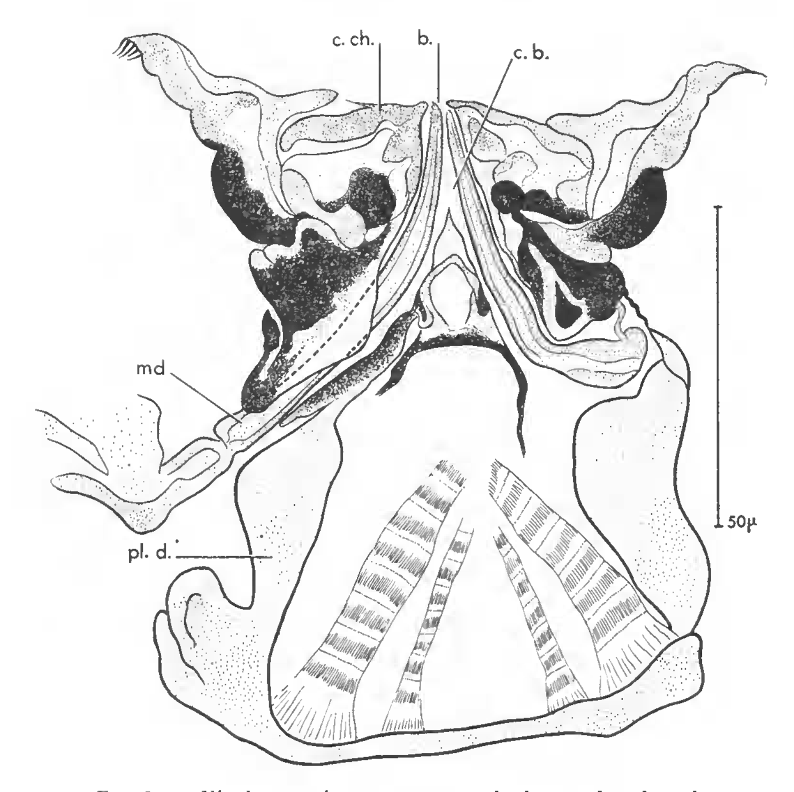


Fig. 2. — *Nicothoe astaci*, coupe transversale du complexe buccal.

Les régions indiquées en noir sont celles qui se colorent en bleu au Mallory ; les régions indiquées en pointillé correspondent à celles qui se colorent en orangé au Mallory, la densité du pointillé traduisant l'intensité de coloration orangée.

b. : bouche ; c. b. : cavité buccale ; c. ch. : coussinet chitineux ; md : mandibule ; pl. d. : plaque dorsale.

l'externe. Toutes deux se colorent en orangé très vif au Mallory. Une zone intermédiaire entre ces deux couches reste d'un jaune plus clair ou même plus ou moins bleuté. Les soies distales naissent tout près du bord, sur la face externe de la ventouse, tandis que celles de la deuxième rangée dépendent de la face interne (fig. 3).

Le fond de la ventouse, large, parfaitement plan, très épais, formé de plusieurs couches repérables par leurs réactions tinctoriales différentes au Mallory, mais d'interprétation difficile, est formé : à l'avant, par la

continuation, jusqu'à l'ouverture buccale, de la membrane interne de la paroi de la ventouse, soudée à l'extrémité supérieure de la plaque dorsale du cône et, à l'arrière et sur les côtés, par les coussinets dépendant de la plaque ventrale de ce même cône (fig. 3). Au niveau des coussinets, la membrane interne de la proi s'avance légèrement, recouvrant quelque peu ces derniers (fig. 2).

— *Le cône buccal* (fig. 2 et 3).

Le cône buccal, qui paraît peu saillant à une observation externe, n'a pas été étudié par les auteurs antérieurs. Il se révèle au contraire assez élevé sur coupes sagittales ; dans ces conditions, on aperçoit ce cône buccal, recouvert par un capuchon céphalique antérieur (fig. 3), s'enfoncer dorsalement assez profondément.

Deux des trois éléments constitutifs du cône buccal de Choniostomatidae incontestables (*Sphaeronella* et *Choniosphaera*) se retrouvent sans discussion possible chez *Nicothoe*, à savoir les plaques dorsale et ventrale. J'indiquerai ci-dessous ce que l'on peut penser de la présence ou de l'absence des tiges latérales.

La plaque dorsale (pl. d.) ressemble tout à fait à celle de *Sphaeronella* ; de forme quadrangulaire, elle est doublement voûtée, épaisse, légèrement plus étroite à son sommet qui forme le point de départ des tiges chitineuses soutenant, d'une part, la paroi de la ventouse au niveau de l'échancrure antérieure et formant, d'autre part, le squelette triangulaire qui sert de paroi dorsale à la cavité buccale. Cette plaque dorsale montre, en outre, deux saillies latérales servant de support aux mandibules ; comme chez *Sphaeronella*, elle est reliée à la proi dorsale du capuchon céphalique par deux muscles latéro-dorsaux, nettement visibles sur les figures de Canu (pl. XXX, fig. 1 et 2). La base de la plaque dorsale s'accole à la tige transversale antérieure du cadre ventral qui, à cet endroit, est soudé en deux points au tégument dorsal du capuchon céphalique.

La plaque ventrale (pl. v.) a sensiblement même longueur que la plaque dorsale ; elle sert probablement de support aux coussinets chitineux péri-buccaux ; elle est très épaisse dans sa partie supérieure, où elle se soude, d'une part, au cadre chitineux ventral, lui-même très épais, d'autre part, latéralement, à la plaque dorsale, de façon à former la cavité buccale. Dans sa partie inférieure, au-dessous du niveau basilaire des mandibules, elle est libre et ne constitue plus qu'une mince plaque, à demi-repliée, continuant la gouttière profonde et circulaire que l'on peut déjà observer dans la partie supérieure de la cavité buccale.

Les tiges latérales (t. lat.) semblent manquer chez *Nicothoe*. Il faut cependant remarquer que cette observation se rapporte exclusivement à l'existence de tiges latérales libres, nettement individualisées : il est en effet possible que des pièces homologues des tiges latérales puissent, au niveau du cône, être pratiquement indiscernables, en raison de leur soudure avec les autres pièces du cône. En tout cas, elles sont fonctionnellement remplacées par deux apophyses styliformes (non indiquées

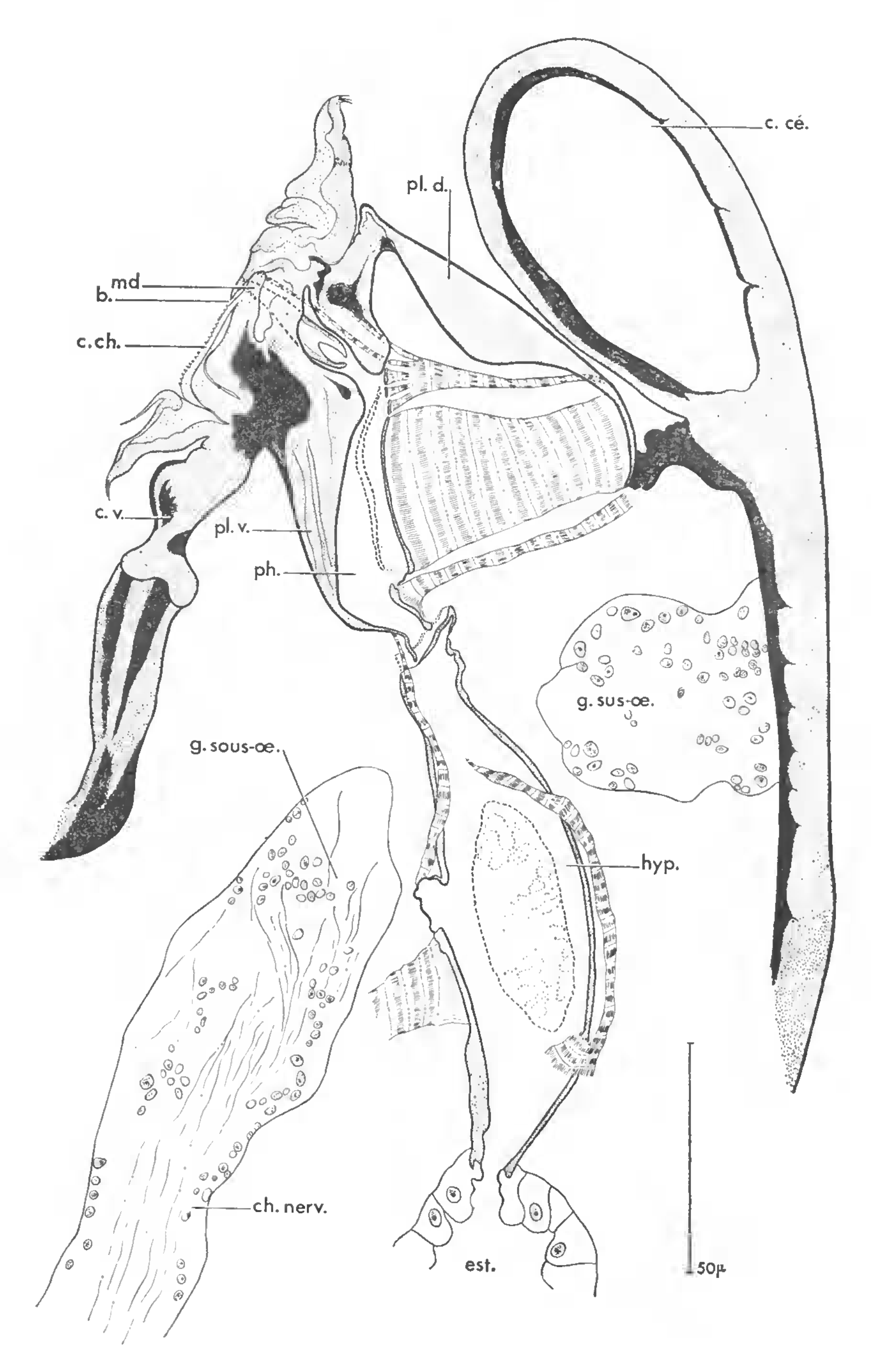


Fig. 3. — *Nicothoe astaci*, coupe sagittale de la région céphalo-thoracique.

Même schématisation que pour la figure 2. Les muscles latéro-dorsaux de l'hypopharynx ont été représentés en pointillé bien qu'ils ne soient pas visibles sur la coupe.

c. cé. : capuchon céphalique ; ch. nerv. : chaîne nerveuse ; c. v. : cadre chitineux ventral ; est. : estomac ; g. sous-œ. : ganglion sous-œsophagien ; g. sus-œ. : ganglion sus-œsophagien ; hyp. : hypopharynx ; ph. : pharynx ; pl. v. plaque ventrale.

sur mes figures, mais visibles sur celles de Canu) dépendant du cadre chitineux ventral.

Les mandibules, bi-articulées, sont situées symétriquement juste à l'extérieur du cône. Leur premier article, disposé dans le plan ventral du corps, s'appuie sur une saillie de la plaque dorsale. Leur article distal, styliforme, que Leigh-Sharpe et Gurney croyaient lisse, est muni de quelques épines vers son extrémité terminale. Légèrement courbe, il pénètre dans la cavité buccale où il se loge dans une gouttière latérale constituée par la zone de soudure des plaques dorsale et ventrale. Les extrémités des mandibules, simplement adossées à la paroi de la cavité buccale, restent libres. Deux muscles, fixés sur les apophyses styliformes internes du cadre chitineux ventral et situées à la base des maxilles, assurent les mouvements de va-et-vient de ces mandibules.

A la cavité buccale (c. b.) conique, rigide, fait suite un pharynx tubulaire, limité ventralement par la plaque ventrale et, dorsalement, par une membrane souple, qui s'épaissit aux points d'insertion de quatre muscles dorsaux. Ces muscles, qui s'attachent d'autre part sur la plaque dorsale, sont inégaux, la paire inférieure étant plus épaisse que la supérieure. De cette dernière, s'échappent deux rameaux musculaires qui se prolongent dans le triangle dorsal terminal et assurent la mobilité de ses tiges et sans doute aussi l'adhésion de l'ouverture buccale.

Le pharynx (ph.) débouche dans une deuxième cavité, beaucoup plus vaste que la précédente. Cet abouchement se fait au niveau inférieur et recourbé de la plaque ventrale. L'ouverture qui assure la communication entre les deux cavités est étroite et contrôlée par deux petits muscles latéro-dorsaux, qui se fixent également à la plaque dorsale, au niveau des apophyses inférieures. Cette cavité, allongée et de forme ovoïde, est appelée par Canu, hypopharynx (hyp.), terme que je conserverai malgré son ambiguité ; elle est limitée par de minces plaques, réunies par des membranes flexibles, qui se colorent les unes en jaune, les autres en bleu au Mallory. De section globalement subcirculaire (comme l'indiquent les figures publiées antérieurement, Lemercier, 1963, pl. XI), cet hypopharynx se complique par la formation de digitations dorsales, puis, plus postérieurement, latérales. L'extension de cette seconde cavité est assurée par deux masses musculaires symétriques « latéro-dorsales », qui s'insèrent sur les faces latérales de l'hypopharynx et sur le tégument dorsal de l'animal, et par deux muscles ventraux qui se fixent sur la face ventrale de l'hypopharynx, là où ce dernier présente deux bombements.

L'hypopharynx s'ouvre dans l'estomac glandulaire par un orifice de section triangulaire plus ou moins aplatie, dont la pointe est orientée dorsalement.

L'hypopharynx est entouré de muscles annulaires qui complètent l'action des muscles ventraux et latéro-dorsaux. Deux petits muscles longitudinaux réunissent la base de la plaque ventrale à la partie globuleuse de l'hypopharynx ; ils jouent probablement un rôle dans l'allongement ou le raccourcissement de la partie supérieure, légèrement plus étroite, de l'hypopharynx, au niveau de l'anneau périœsophagien.

Les maxillules, biramées, complètent extérieurement l'appareil buccal ; leurs bases, courtes, sont situées juste au-dessus du premier article mandibulaire. La rame antérieure, uni-articulée, lamelleuse, aplatie contre le cône buccal, est à peine distincte de l'article basilaire ; elle se termine par trois longues soies barbelées orientées dans trois directions (une vers l'avant, une vers l'arrière, une latéralement), accolées à la paroi externe de la ventouse. La rame postérieure, bi-articulée, beaucoup plus petite que la rame antérieure, se détache latéralement du cône ; son article distal, bilobé, porte quatre épines réparties en deux groupes de deux.

C. — Origine embryologique du complexe buccal de **Nicothoe astaci**. Comparaison avec celle de **Sphaeronella** sp.

Les informations dont nous disposons sur l'origine et la différentiation du complexe buccal de *Nicothoe astaci* sont pratiquement nulles, les seules observations embryologiques relatives à ce copépode étant fort anciennes (Van Beneden, 1848-1850). Il en va malheureusement presque de même en ce qui concerne les Choniostomatidae classiques, les données de Salensky (1868) sur le genre *Sphaeronella* étant trop insuffisantes pour autoriser leur utilisation comme référence valable.

L'examen *in vivo* de jeunes embryons de *Nicothoe astaci*, au moment où s'esquisse cependant leur silhouette cyclopoïde, permet d'observer sur la face ventrale, dans la région céphalique, deux massifs cellulaires impairs médians entourant un orifice buccal (b.) arrondi, très réfringent. En vue de profil, ces deux massifs sont séparés par un canal œsophagien (œ.), qui est le siège de contractions extrêmement rapides et débouche dans une poche remplie de gros globules vitellins représentant le futur estomac (est.). Ces deux massifs constituent évidemment les ébauches des lèvres supérieure et inférieure (L. s. et L. i. ; fig. 4, A).

Sur des embryons plus âgés, fixés et colorés au carmin chlorhydrique, (fig. 4, E), on retrouve ventralement, au milieu des appendices (a_1, a_2, md, mx_1), ces deux lèvres. La lèvre inférieure porte, à sa surface externe, une ventouse mince et transparente, où se devinent de très fines striations rayonnantes (non figurées sur le dessin) correspondant vraisemblablement aux futures soies de la ventouse, mais qui ne sont encore à ce stade que bien difficilement reconnaissables. La ressemblance est frappante entre le fond de cette ventouse et celui de la ventouse d'une *Sphaeronella* adulte (fig. 4, F) : on reconnaît, autour de la bouche, les coussinets chitineux réniformes (c. ch.), enserrés dans une couronne interrompue à l'avant, qui représente la pièce intermédiaire (p. i.). Cette pièce, qui, chez *Sphaeronella*, soutient la ventouse au niveau des coussinets chitineux et apparaît en coupes frontale et sagitale comme prolongeant la plaque ventrale, est très difficile à repérer dans le complexe suceur d'une *Nicothoe* adulte, son existence pouvant cependant être admise puisque

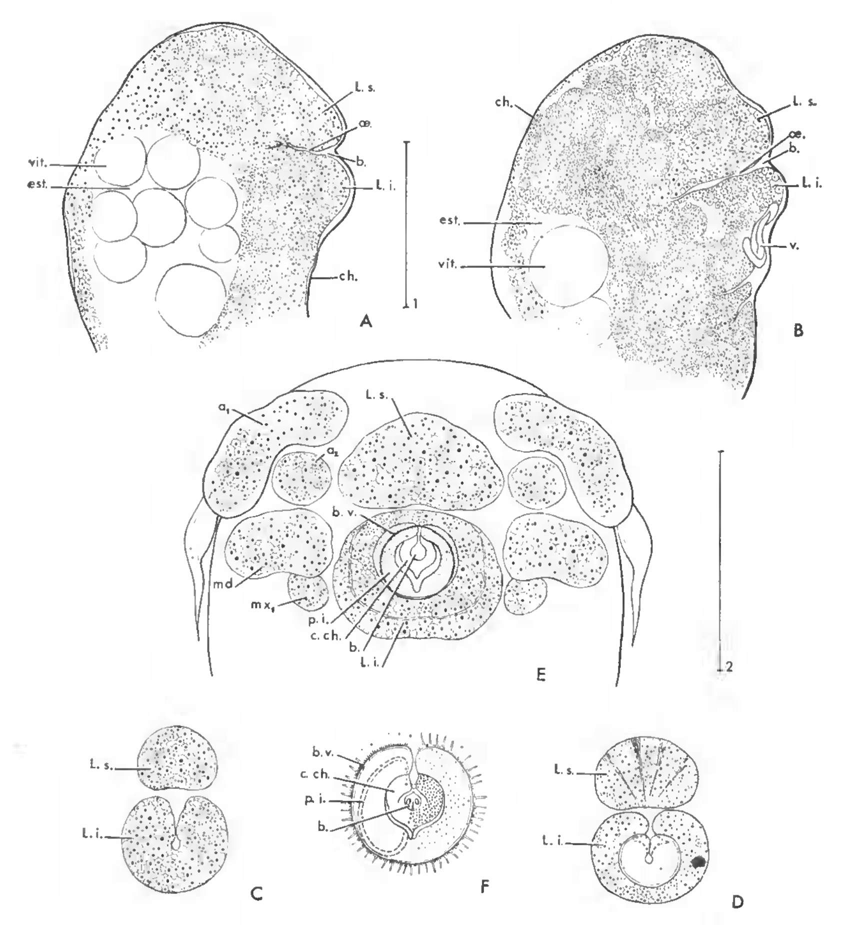


Fig. 4. — Différenciation embryologique du complexe buccal : A et E, chez *Nicothoe astaci* ; B, C et D, chez *Sphaeronella* sp.. Complexe buccal de *Sphaeronella* sp. adulte : F.

Les deux traits d'échelle représentent 50 µ (le trait 1 correspondant au dessin A, le trait 2 aux dessins B, C, D, E et F).

a_1 : antennule ; a_2 : antenne ; b. : bouche ; b. v. : bord de la ventouse ; c. ch. : coussinet chitineux ; ch. : chorion ; est. : estomac ; L. i. : lèvre inférieure ; L. s. : lèvre supérieure ; md : mandibule ; mx_1 : maxillule ; œ. : œsophage ; p. i. : pièce intermédiaire ; v. : ventouse ; vit. : vitellus.

Choniosphaera maenadis révèle une structure intermédiaire entre celles de *Sphaeronella* et de *Nicothoe*.

Bien qu'elles ne soient encore que préliminaires, ces observations relatives à *Nicothoe*, que je me propose de compléter dès que je disposerai d'un matériel suffisant, peuvent être utilement confrontées à celles que j'ai réunies sur *Sphaeronella*.

De jeunes embryons de *Sphaeronella* montrent (fig. 4, B) une structure parfaitement cohérente avec celle que j'ai observée sur les plus jeunes

embryons de *Nicothoe*, toutefois un peu moins différenciés, qu'il m'a été donné d'étudier jusqu'ici (comparer les figures 4 A et 4 B).

Le parallélisme des deux développements est tel que les images embryologiques de *Nicothoe* et de *Sphaeronella* peuvent, en ce qui concerne le complexe buccal, vraisemblablement s'ordonner en une série unique. En attendant d'avoir pu trouver chez *Nicothoe* des stades intermédiaires entre ceux que représentent les figures 4 A et 4 E, je décrirai ci-dessous la formation de la ventouse chez *Sphaeronella* (fig. 4, B, C et D), sûrement très comparable à la différentiation de celle de *Nicothoe*.

Les lèvres inférieure et supérieure forment d'abord deux massifs compacts et arrondis, situés respectivement antérieurement et postérieurement par rapport à un très petit orifice circulaire : la bouche, limite externe de l'œsophage que l'on aperçoit en profondeur et dont la section est faiblement étirée latéralement.

En même temps que s'amorce un léger élargissement de la lèvre supérieure, la lèvre inférieure se creuse d'une gouttière profonde et étroite, qui gagne obliquement le centre du massif cellulaire, le divisant en deux dans sa partie antérieure. La bouche, par allongement de l'œsophage, se trouve amenée ainsi au centre de la lèvre inférieure. C'est alors que se dessine autour de la bouche une dépression interrompue antérieurement, sorte de cavité circulaire dont la paroi (p. i.) formera, d'une part, l'entonnoir buccal interne (au sommet duquel se situera la véritable ouverture buccale) et, d'autre part, le support central de la ventouse, limitant un deuxième orifice, situé juste au-dessus du précédent, et parfois appelé improprement bouche.

Pendant que la ventouse se soulève, grâce à la pièce intermédiaire, sur la lèvre inférieure, apparaissent en profondeur dans la lèvre supérieure, dont le bord antérieur donnera naissance à la plaque dorsale, les quatre muscles pharyngiens disposés en éventail (fig. 4, D). Ces quatre muscles bien que visibles chez *Nicothoe astaci* ne sont pas représentés sur la fig. 4, E.

L'interprétation des appareils suceurs de *Nicothoe astaci* et des Choniostomatidae classiques a tenté quelques chercheurs qui, en l'absence de données embryologiques, se sont heurtés à leur complexité. Leurs hypothèses divergent quant à la nature des parties constituantes : participation des lèvres supérieure et inférieure ou, à la place de cette dernière, des paragnathes. Je ne puis, à l'aide des observations très préliminaires rapportées ici, trancher actuellement cette délicate question. Il m'est toutefois possible d'affirmer la nature bipartite du complexe buccal aussi bien chez *Nicothoe* que chez les Choniostomatidae classiques et de confirmer ainsi la conception de Gurney qui, sur des copépodites de *Nicothoe* expulsés prématurément du sac ovigère, avait repéré une suture latérale (qui reste d'ailleurs visible sur le cône saillant des *Sphaeronella* adulte), suture qu'il a interprété comme la ligne de contact entre les lèvres supérieure et inférieure du copépode.

La brillante hypothèse de Gurney (1929), insuffisamment étayée à l'époque pour être réellement probante, de l'appartenance de *Nicothoe*

à la famille des Choniostomatidae, a été vérifiée (Lemercier, 1963) par l'analyse structurale des complexes buccaux de ces copépodes : les ressemblances de ces appareils succurs ne paraissaient pas pouvoir s'interpréter par une simple convergence et parlaient nettement en faveur d'homologie véritable. Les résultats préliminaires d'une comparaison embryologique apportent une preuve complémentaire nécessaire et décisive, à cette hypothèse. Le genre *Nicothoe*, le moins déformé de tous les Choniostomatidae, au point qu'il fut longtemps rangé dans les Ascomyzontidae, famille dont les représentants typiques sont des semi-parasites assez peu affectés par leur vie parasitaire, jouera sûrement un rôle important dans l'établissement des liens qui unissent les Choniostomatidae aux autres familles de Copépodes parasites.

(Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Caen.)

BIBLIOGRAPHIE

Audouin, V. et Milne-Edwards, 1826. — Mémoire sur la Nicothoé, animal singulier qui suce le sang des homards. *Ann. Sc. nat. Paris*, IX, 1re série, pp. 345-359, pl. XLIX.

Canu, E., 1892. — Les Copépodes du Boulonnais, morphologie, embryologie, taxonomie. *Trav. Lab. Zool. Mar. Wimereux*, 6, pp. 43, 251-253, pl. XXX, fig. 1 et 2.

Claus, C., 1875. — Neue Beiträge zur Kenntniss parasitischer Copepoden nebst Bemerkungen über das system derselben. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV, p. 342.

Beneden, P. J. van, 1850. — Mémoire sur le développement et l'organisation des Nicothoés. *Ann. Sc. nat.*, 3e série, Zool., **13**, pp. 354-377, pl. I.

Fischer, W., 1956. — Untersuchungen über einen für die deutsche Bucht neuen parasitären Copepoden : *Lecithomyzon maenadis* Bloch et Gallien (Familie Choniostomatidae) an *Carcinus maenas* Pennant (Crustacea Decapoda). *Helgoländ wiss. Meeresunters*, 5, pp. 326-352.

Gallien, L. et Bloch, F., 1936. — Recherches sur *Lecithomyzon maenadis* Bloch et Gallien, Copépode parasite de la ponte de *Carcinus maenas* Pennant. *Bull. Biol. France-Belgique*, 70, pp. 36-53, 2 pl.

Gurney, R., 1929. — The larva of *Nicothoë astaci* and its systematic position. *Journ. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, 16, pp. 453-459.

Hansen, H. J., 1897. — The Choniostomatidae. Copenhagen, pp. 1-206, 13 pl.

Leigh-Sharpe, W. H., 1926. — *Nicothoë astaci* (Copepoda), with a revision of the appendages. *Parasitology*, **18**, pp. 148-153.

Lemercier, A., 1963. — Comparaison du complexe buccal de trois copépodes parasites : *Sphaeronella* sp., *Choniosphaera maenadis* (Bloch et Gallien) (Choniostomatidae) et *Nicothoe astaci* Audouin et Milne-Edwards. *Bull. Soc. linn. Normandie*, 10e sér., 4e vol., pp. 119-139, 11 pl.

Mason, J., 1959. — The Biology of *Nicothoë astaci* Audouin and Milne-Edwards. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 38, pp. 3-16.

OORDE-DE-LINT, G. M. van et SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H., 1936. — Copepoda parasitica. *Tierw. Nord-u Ostsee, Leipzig*, X. C_2, Lief 31, pp. 73-198.

QUIDOR, A., 1906. — Sur le mâle et l'appareil suceur de *Nicothoa astaci*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 142, pp. 465-468.

RATHKE, H., 1843. — Beitrage zur Fauna Norwegens Crustacea. *Nov. Act. Acad. Leopold. Carol.*, **20**, pp. 102-116, pl. V.

SALENSKY, W., 1868. — *Sphaeronella Leuckarti* ein neuer Schmarotzerkrebs. *Arch. Naturg.*, 34, pp. 301-323, 1 pl.